595.79
REMOTE STORAGE

DIE VERBINDUNG ZWISCHEN VORDER- UND MITTELDARM BEI DER BIENE

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER FRIEDRICH-ALEXANDERS-
UNIVERSITÄT ERLANGEN

VORGELEGT

VON

CHRISTIAN METZER
AUS ERLANGEN

TAG DER MÜNDLICHEN PRÜFUNG: 28. FEBRUAR 1910

LEIPZIG
WILHELM ENGELMANN
1910

Sonderdruck aus: »Zeitschrift für wissensch. Zoologie« XCVI. Bd. 4. Heft.

59579
M56v
16 Jl 17 - T.L.

MEINER LIEBEN MUTTER

Einleitung.

Obgleich die Kenntnis der Ernährungsphysiologie der Biene für ihre Zucht außerordentlich wichtig ist, wissen wir davon sehr wenig. Die Angaben in den Lehrbüchern sind größtenteils der Phantasie ihrer Verfasser entsprungen und ermangeln der exakten Grundlagen. Um diese Lücke in der Bienenkunde ausfüllen zu können, muß man mit dem Bau des Darmkanales gründlich vertraut sein. Aber nicht einmal darüber kann man sich in der Literatur befriedigenden Aufschluß holen. Daher folgte ich gern einer Aufforderung des Herrn Professor Dr. E. Zander, die Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm der Biene einmal genauer zu untersuchen, um die absonderlichen Deutungen, welche dieser Darmabschnitt gefunden hat, auf ihre Berechtigung zu prüfen.

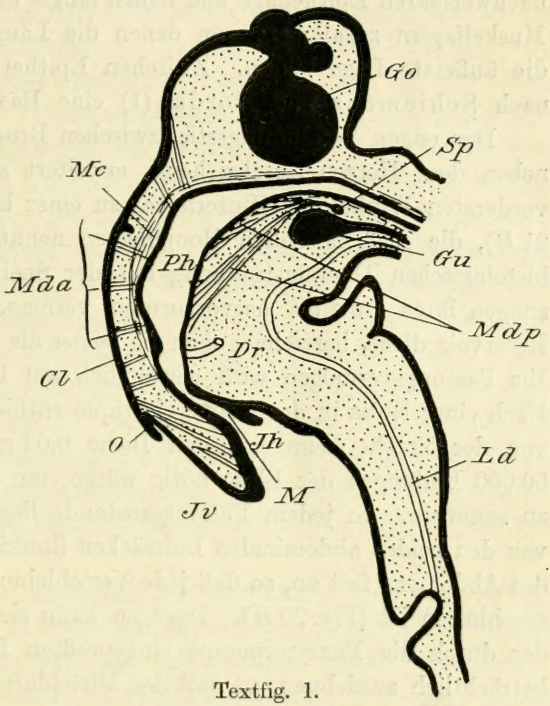
Es sei mir gestattet, meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Professor A. Fleischmann und Herrn Professor E. Zander, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für das Wohlwollen und Interesse, das sie mir stets entgegenbrachten. Ganz besonders bin ich Herrn Professor E. Zander zu Dank verpflichtet, der mich in liebenswürdigster Weise mit seinem Rat und seiner Erfahrung bei der Ausführung dieser Arbeit unterstützte.

I. Der Bau des fertigen Apparates.

Zum besseren Verständnis meiner Untersuchung gebe ich zunächst eine Schilderung des ganzen Vorderdarmes der Biene. Obgleich er nicht der längste Abschnitt des Darmkanals ist, hat er doch die größte topographische Ausdehnung. Während Mittel- und Enddarm (Fig. 34 *Md*, *Ed*) dicht zusammengedrängt in der größeren analen Hälfte des Abdomens liegen, zieht der Vorderdarm (Fig. 34 *Sp*) durch Kopf und Thorax in die vordere Partie des Hinterleibes etwa bis zum sechsten Segmente. Man kann deshalb an ihm je nach den Körperregionen einen Kopf-, Brust- und Hinterleibsabschnitt unterscheiden. Alle drei Stücke stimmen im Aufbau ihrer Wand überein, wie bereits Schiemenz (9) feststellte. Dem durchgehends sehr niedrigen, stark gefalteten Epithel (Fig. 7 *E*) liegt innen eine chitinöse Intima an, während seine äußere Fläche Ring- und Längsmuskelschichten decken (Fig. 7 *Rm*, Lm_1). Die Ausbildung der einzelnen Wandschichten und die Gestalt des Darmlumens wechselt jedoch sehr, je nachdem wir den Kopf-, Brust- oder Hinterleibsabschnitt studieren.

Der Kopfdarm, der meistens als Pharynx (Textfig. 1 *Ph*) bezeichnet wird, steigt von dem in der Höhe des unteren Kopfschildrandes (Textfig. 1 *Cl*) gelegenen Mundspalt (*M*), der Wölbung der vorderen Kopfwand folgend, nahezu senkrecht nach oben bis zur Fühlerwurzel, dann biegt er ziemlich unvermittelt nach hinten, verläuft eine Strecke weit horizontal, um, zwischen oberem und unterem Schlundganglion (*Go*, *Gu*) hindurchtretend, schräg abwärts gegen den Thorax zu ziehen. Der aufsteigende Schenkel des Kopfdarmes ist ein in orocaudaler Richtung abgeflachter Kanal (*Ph*), der auf sinnreiche Weise in ein kleines Pumpwerk zum Einsaugen des Nektars und andrer Flüssigkeiten umgewandelt ist. Zu dem Zweck ziehen zwei kräftige Muskeln (hintere Dilatatoren *Md.p*) von einer Querspange (*Sp*) des cephalen Stützgerüstes an die Rückwand des Pharynx. Ihnen gegenüber greifen im Bereiche des Kopfschildes zahlreiche Faserbündel (vordere Dilatatoren, *Md.a*) an seine vordere Wand. Durch die Kontraktionen dieser Muskeln wird der Pharynx ausgedehnt, so daß die in der Rüsselröhre befindliche Flüssigkeit durch den Mund aufsteigt. Ihnen wirken als Constrictoren Muskelzüge entgegen, welche dem Epithel aufliegend längs und quer über den Darm hinziehen (*Mc*). Sie entwickeln sich besonders an der vorderen Wand des Darmes sehr mächtig (*Mc*). Sobald der Mund geschlossen ist, wird der Pharynxinhalt durch ihre Kontraktion in die Speiseröhre gepreßt.

Die durch alternierende Kontraktionen der Dilatatoren und Constrictoren hervorgerufene Saugwirkung wird durch die membranöse Beschaffenheit der chitinösen Intima ermöglicht, die den leisesten Muskelzügen nachgibt. Um der Pharynxwand Halt zu verleihen, ist in die Chitinmembran ein festeres Gerüst eingebaut, das den Namen Schlundplättchen führt; dasselbe gehört der Rückwand des Pharynx an und besteht aus einer dem hinteren Mundrand benachbarten einheitlichen Platte, von der in den Seitenwinkeln des Pharynxraumes zwei lange Chitingräten dorsalwärts gegen das Gehirn strahlen. Sie versteifen den Pharynx nicht bloß in der dorsoventralen Richtung, sondern halten ihn auch in der Querrichtung gespannt. In den plattenförmigen Teil münden bei der Arbeitsbiene dicht hinter dem Munde zwei mächtige Drüsen ein (*Dr*), deren aus zahlreichen isolierten Zelltrauben bestehende Masse sich vor und über dem Gehirn (*Go*) ausbreitet. Man bezeichnet sie am besten als Schlunddrüsen. Ältere Autoren nannten sie Drüsensystem I, auch Supramaxillardrüsen. Sie fehlen den Drohnen vollständig, bei der Königin fand Schiemenz manchmal Rudimente ihrer Ausführungsgänge. Außer diesen beiden Drüsen gibt es im ganzen Vorderdarm keine Spur einer drüsenartigen Bildung.



Textfig. 1.

Medianer Längsschnitt durch den Kopf einer Arbeiterbiene (15/1). *Cl*, Clypeus; *Dr*, Schlunddrüse; *Go*, oberes Schlundganglion; *Gu*, unteres Schlundganglion; *Jh*, hintere Innenlippe; *Jv*, vordere Innenlippe; *Ld*, Labialdrüse; *M*, Mund; *Mc*, Musc. constrict.; *Mda*, Musc. dilatat. ant.; *Mdp*, Musc. dilat. post.; *Ph*, Pharynx; *Sp*, Spange.

Oberhalb der Mündungsstelle der Schlunddrüsen fallen zwei buckelig gegen das Pharynxlumen vorgewölbte Partien auf, die in grubigen Vertiefungen zahlreiche Sinnesorgane tragen.

Nachdem der Pharynx unter beträchtlicher Verengerung seines Lumens sich nach hinten umgebogen und die Gehirnmasse durchbohrt hat, geht er in die überall gleichmäßig enge Speiseröhre über, welche die ventral-mediane Partie des Thorax durchzieht (Fig. 34 *Sp*). Die zarte, in zahlreiche Längsfalten gelegte Wand des Oesophagus (Fig. 7) setzt sich aus einer dünnen Cuticula, einer platten, kaum nachweisbaren Epithellage und feinen längs- und circulär verlaufenden Muskelfasern zusammen, von denen die Längsmuskeln (Fig. 7 Lm_1). die äußerste Lage bilden. Zwischen Epithel und Muskeln soll sich nach Schiemenz und Bordas (1) eine Basalmembran befinden.

Den engen Verbindungsstiel zwischen Brust und Hinterleib rechts neben dem Herzen durchziehend, erweitert sich die Speiseröhre im vordersten Winkel des Hinterleibes zu einer kugeligen Blase (Fig. 34, 21 *H*), die man fälschlich Honigmagen nennt. Da sie infolge ihrer histologischen Übereinstimmung mit der Speiseröhre keine Veränderungen ihres Inhaltes hervorzurufen vermag, sondern lediglich als Reservoir dient, bezeichnet man sie besser als Kropf oder Honigblase. Ihr Fassungsvermögen wird gewöhnlich auf 14—16 cmm angegeben. Nach einer Notiz in der Revue electique enthielt die Honigblase einer von der Tracht heimkehrenden Biene 0,02 g Nektar, so daß etwa 50 000 Füllungen der Blase nötig wären, um ein Kilogramm Nektar zu sammeln. In jedem Füllungszustande liegt sie, rechts und links von den beiden abdominalen Luftsäcken flankiert, der vorderen Wand des Abdomens fest an, so daß jede Verschiebung kopfwärts völlig ausgeschlossen ist (Fig. 20 *H*). Dagegen kann sie sich unter dem Druck der durch die Pharynxpumpe eingepreßten Flüssigkeit nach hinten beträchtlich ausdehnen, so daß der Mitteldarm weit gegen den After gedrängt wird.

Bei oberflächlicher Betrachtung schließt sich an die Honigblase fast unvermittelt der Mitteldarm mit einer von rechts nach links verlaufenden Schleife an (Fig. 20 *Md*). Das ist jedoch eine Täuschung, denn die Honigblase setzt sich nicht direkt in den Mitteldarm fort, sondern steht mit ihm durch jenen höchst eigenartigen Apparat in Verbindung, der der Gegenstand der folgenden Untersuchung sein soll. Seit Swammerdam (13) ist derselbe noch jedem Beobachter aufgefallen und unter den mannigfachsten Benennungen seit 100 Jahren beschrieben worden. Swammerdam bezeichnet ihn als Pylorus, Ramdohr (6) als Cardia. Cuvier und Dufour (2) nennen ihn gésier, Bordas (1) appareil masticateur. Schiemenz (9), dem wir die erste ausführlichere Beschreibung verdanken, hält die Bezeichnung

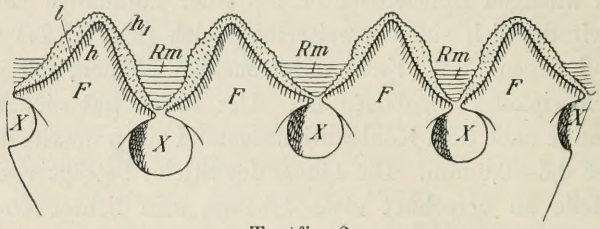
Zwischendarm für sehr passend. Auch die Bezeichnung Verschlußkopf ist gebräuchlich. Aber keiner dieser Namen kennzeichnet den fraglichen Apparat so gut als der von TREVIRANUS (14) gebrauchte Ausdruck: »trichterförmiges Organ«. Da keine Bezeichnung die Form des Verbindungsstückes so trefflich charakterisiert wie diese, nenne ich es zugleich mit Rücksicht auf seine Funktion Ventiltrichter.

Seine äußere Form läßt sich leicht beschreiben. Man denke sich einen winzigen Epitheltrichter von einer Totallänge von 2,2 mm, an dem wir deutlich einen erweiterten Kelch (Fig. 23 *Tr*) und einen langen und engen Stiel (*Vsch*) unterscheiden können, der gegen den Kelch rechtwinkelig abgebogen ist. Der Kelch hat eine Höhe von 1,1 mm und je nach dem Kontraktionszustand einen maximalen Durchmesser von 0,5—0,6 mm. Die Länge des Stieles beträgt von der Umbiegungsstelle an gerechnet etwa 1,1 mm, sein lichter Durchmesser etwa 0,1 mm. Die Mündung des Kelches steht nicht weit offen, sondern wird durch vier dreieckige Klappen (Fig. 27 *F*) geschlossen, die aneinander gelegt einen konisch vorspringenden Deckel bilden. Der Spalt, welcher zwischen den vier Klappen bleibt, hat natürlich eine kreuzförmige Gestalt (Fig. 27). Mit diesen wenigen Worten habe ich die grobe Form des Apparates durchaus korrekt beschrieben. Zum Verständnis seiner morphologischen und funktionellen Bedeutung ist aber die Kenntnis seines feineren Baues und seiner Lage im Körper unerläßlich.

Die Struktur des Apparates hat SCHIEMENZ eingehend untersucht. Ich kann seine Mitteilungen im großen und ganzen bestätigen, wenn auch manche Angaben einer mit besseren Hilfsmitteln gewonnenen Erkenntnis nicht stand zu halten vermögen. Trotzdem bin ich erstaunt, daß seine vortrefflichen Darstellungen so wenig Eingang in die gebräuchlichen Lehrbücher gefunden haben.

Der histologische Aufbau ist im Kelch- und Stielabschnitt total verschieden. Im Kelch läßt sich die gleiche Schichtenfolge wie in der Speiseröhre und Honigblase erkennen. Dem Epithel liegt gegen das Lumen eine chitinöse Intima auf, während es von außen Muskelzüge decken. Aber die Ausbildung der einzelnen Lagen ist ganz anders als an den voran liegenden Teilen des Vorderdarmes. In der Speiseröhre und Honigblase ganz zart, erlangen sie am Kelchabschnitt des Ventiltrichters eine kolossale Mächtigkeit. Die innere Fläche des Epithels überzieht eine in allen Teilen des Trichters ziemlich kräftige Chitintapete, die an der Innenseite der vier Klappen auffallend dick wird (Fig. 35, 36 *E* + *J*). Diese Chitinplatten sind jedoch nicht flach,

sondern stark nach innen gewölbt (Fig. 23, 38 *F*), so daß sie nach Entfernung aller Weichteile von außen betrachtet muldenförmig gehöhlt erscheinen (Fig. 38 *F*). Den inneren Rand jeder Klappe umsäumt eine kleine leistenförmige chitinöse Verdickung (Textfig. 2 *l*), auf der eine Reihe sehr schräg in den Trichter hineinragender Borsten (Textfig. 2, Fig. 23 *h*), wie ein Rechen stehen. Bei geschlossenen Klappen greifen die Borsten der gegenüberliegenden Ränder ineinander



Textfig. 2.

Kelchabschnitt des Ventiltrichters aufgeschnitten, um die Haarkämme zu zeigen (33/1). *F*, Falte; *h*, Haarkamm; h_1, Haare; *l*, Leiste; *Rm*, Ringmuskeln; *X*, seitliche Ausbuchtung an der Basis der Klappen.

und sperren wie ein Gitter den kreuzförmigen Eingang in den Trichter. Schneidet man den Trichter auf und breitet ihn flach aus, so verlaufen die Borstenkämme im Zickzack längs den Rändern der Klappen (Textfig. 2 *h*). Distal von dieser Leiste wird die Chitintapete wieder zarter und geht in die Intima der Honigblase über. Infolgedessen bleiben die äußeren Randpartien der Klappen, die unregelmäßig geordnete Härchen (Textfig. 2 h_1) tragen, weich und schmiegsam. Auch gegen den engeren Trichtergrund (Fig. 35 *E* + *J*) nimmt die Stärke der Chitinschicht allmählich wieder ab. Unmittelbar unter der Berührungsstelle je zweier Klappen befinden sich kreisrunde Bezirke mit besonders schwacher Chitintapete, die nach außen ausgebeult und mehr oder weniger stark in Falten gelegt ist (Textfig. 2, Fig. 23, 38, 39 *x*). Im unverletzten, aufgehellten Präparat fallen diese Partien als helle kreisrunde Stellen auf. Gegen den Stiel zu wird das Chitin immer zarter.

Der äußeren Fläche des Kelchepithels liegen drei Muskelschichten auf. Angrenzend an das Epithel bemerkt man zunächst vier Bündel längsverlaufender Fasern (Fig. 35, 36, 38 *Lm*), die in der muldenförmigen Höhlung der Klappen geborgen von der Spitze an den erweiterten Teil des eigentlichen Kelches ziehen; sie heften sich dort an, wo die mächtige Cuticula der Klappen wieder dünner wird (Fig. 35 *Lm*). Auf den engen Grund des Kelches gehen sie aber nicht über

(Fig. 40, 41). Die Längsmuskeln sind eingehüllt in einen dicken Mantel circulär verlaufender Fasern (*Rm*), die sich über den ganzen Kelch verteilen (Fig. 35—41 *Rm*). Am oberen Rande und an der engsten Stelle des Kelches, wo derselbe in den Stiel übergeht, ist die Ringmuskellage am stärksten. Ihr liegen in wesentlich schwächerer Ausbildung wieder Längsfasern auf (Fig. 35—41 Lm_1), die, rings den ganzen Kelch umspinnend, an die Spitzen der Klappen heranstrahlen. Von ihnen zweigen sich am Grunde des Kelches Fasern ab, welche, die Ringmuskelschicht durchziehend, sich an den engeren Teil des Kelches ansetzen (Fig. 35—41 Lm_1).

Die Entwicklung dieses kräftigen Muskelapparates deutet darauf hin, daß der Kelch kein starres Gebilde ist. Wenn man den Apparat an einer frisch getöteten Biene beobachtet, sieht man, daß sich einmal die vier Klappen öffnen und schließen, sodann aber auch, daß sich das Lumen des Kelches wechselnd erweitert und verengert. Diese verschiedenen Zustände, von denen die Fig. 22, 23, 26, 27, 35, 36 eine anschauliche Vorstellung geben, werden durch die Aktion der Muskeln, die dem Trichter aufliegen, veranlaßt. Ihren Anteil an den verschiedenen Bewegungen hat man sich meiner Überzeugung nach bisher nicht ganz richtig vorgestellt. Über die Wirkungsweise der Ringmuskeln kann natürlich kein Zweifel bestehen. Sobald sie sich kontrahieren, wird der ganze Kelch zusammengedrückt; er verliert dabei vollständig die geschilderte konische Form des Trichters und nimmt eine mehr cylindrische Gestalt an (Fig. 26). Seine vier Deckelklappen (*F*) werden fest zusammengepreßt und schmiegen sich mit ihren weichen Rändern innig aneinander. Wie man schon am unversehrten Objekt erkennt, schieben sich die basalen Ecken der Klappen übereinander. Das ist nur möglich, weil sie durch gefaltete weiche Chitinzonen (Fig. 38, 39 *x*) verbunden werden. Durch die Kraft der Ringmuskeln aber werden die Klappen nicht bloß aneinander gedrückt, sondern samt den ihnen aufliegenden Längsmuskeln (Fig. 39 *Lm*) förmlich zusammengekniffen, so daß ihre vorher leichte Wölbung (Fig. 38 *F*) sich in einen scharfen Kiel verwandelt (Fig. 39). Indem die Muskelkontraktionen von der Kelchmündung gegen den Stiel fortschreiten, verengt sich auch der Grund desselben. Es ist wunderbar, zu sehen, daß dabei die vorher vollkommen flach ausgebreitete Wand (Fig. 40) in der Verlängerung der Klappen in fest sich gegeneinander schmiegende Falten legt (Fig. 41), so daß im extremsten Kontraktionszustand der Kelch in seiner ganzen Länge gefaltet erscheint (Fig. 22). Durch diesen Vorgang wird der Ventiltrichter deutlich verlängert. Man

erkennt das schon bei äußerlicher Betrachtung (Fig. 22, 23), besser aber noch im Längsschnittbilde (Fig. 35, 36). Den Grad der Verlängerung kann man sehr deutlich aus dem Abstand der Klappenspitzen vom oberen Rande des Ringmuskelmantels berechnen. Derselbe macht nämlich merkwürdigerweise die Streckung des Kelches nicht mit. Nur der chitinöse Kelch und die ihm aufliegenden Längsfasern dehnen sich. Während im Expansionszustand (Fig. 35) des Trichters der freie Rand des Ringmuskelmantels (*Rm*) in gleicher Höhe mit den Klappen (*F*) liegt, überragen im Kontraktionszustand (Fig. 36) die Klappenränder den Muskelmantel etwa um $^1/_{10}$ mm. Da sich bei der Konservierung die Muskeln meistens zusammenziehen, erhält man fast immer nur Schnitte durch den geschlossenen Kelch; auch Schiemenz zeichnet ihn so. Um Schnittbilder durch den ausgedehnten Trichter zu erhalten, muß man eben vor dem Ausschlüpfen stehende Bienen in toto konservieren.

Die Funktion der Längsmuskeln hat man bisher falsch aufgefaßt. Nach Schiemenz werden durch Kontraktion derselben die vier Klappen auseinander gezogen, so daß sie einen Trichter bilden. »Da aber nach der Kontraktion des Verschlußkopfes eine verhältnismäßig große Kraft dazu gehört, die Klappen auseinander zu ziehen, ist auch eine Einrichtung getroffen, den Muskeln bei geringer Kontraktion eine verhältnismäßig große Wirkung zu verschaffen. Diese ist die Verdickung der Zellschicht, ungefähr der Mitte der Muskeln entsprechend. Die Muskeln wirken so in einem nach dem Lumen offenen Winkel. Es wird auf diese Weise derselbe Effekt hervorgerufen wie durch die Verdickung der Gelenkenden unsrer Knochen. Freilich sollte man nun erwarten, daß dadurch der dem Scheitel des Muskels entsprechende Teil der Intima nach innen gedrückt und so an dieser Stelle ein teilweiser Verschluß herbeigeführt würde. Dies wird aber einerseits durch die außerordentliche Stärke der Intima an dieser Stelle, anderseits durch die beinahe Hohlcylinderform der Klappen und ihrer Fortsetzung unmöglich gemacht. Endlich würde auch eine geringe Einbuchtung nicht schaden, da die Intima gerade in dieser Gegend etwas nach außen ausgebogen erscheint.« Bei der Lektüre dieser Darstellung hat man unwillkürlich die Empfindung, daß der Verfasser selbst nicht recht von ihr befriedigt sei. In der Tat ist die Wirkungsweise der Längsmuskeln ganz anders, als Schiemenz sie sich dachte. Um diese zu verstehen, muß man bedenken, daß sich die Längsfasern zwischen zwei ungleich stark chitinisierten Wandpartien ausspannen, dem dicken Klappenbelag und der schwächeren Chitinwand des Kelches.

Sobald sie sich kontrahieren, wird nicht die stärkere, sondern die schwächere Wandpartie nachgeben. Die Folge wird sein, daß sich der Kelch hinter der Basis der Klappen ausbaucht (Fig. 35 *Tr*), zumal die im Kontraktionszustande stark zusammengekniffteu Klappen (Fig. 39) dank der Elastizität des Chitins das Bestreben haben, sich wieder auszubreiten, bis sie mit ihren leicht gewölbten Flächen die Kelchmündung begrenzen (Fig. 38). Da die Längsmuskeln nicht bis an den verengerten Grund des Trichters reichen, treten hier die Seitenzweige der äußeren Längsmuskeln (Fig. 35 Lm_1) in Tätigkeit und glätten den vorher eingefalteten Grund wieder aus (Fig. 40). Von außen betrachtet, hat jetzt der Trichter wieder die regelmäßige konische Form, die Fig. 27 veranschaulicht. Durch das Auseinanderweichen der Trichterwand wird er um so viel verkürzt, daß der äußere Chitinbelag seiner Klappen dem Ringmuskelmantel aufliegt (Fig. 35 *Rm*). Durch das abwechselnde Erweitern und Verengern des Trichters muß natürlich eine Saugwirkung auf den Inhalt des angeschlossenen Darmabschnittes ausgeübt werden. Man kann das sehr einleuchtend demonstrieren, wenn man die aneinander gelegten Hände wechselnd krümmt und streckt. Man sieht dann, wie sich der Raum zwischen den Händen vergrößert und verkleinert und die von den Händen in roher Weise nachgebildete Form des Trichters bald mehr cylindrisch, bald konisch wird, genau wie der Ventiltrichter der Biene. Vollkommen synchron mit diesen Bewegungen die Fingerspitzen auseinander zu spreizen ist unmöglich. Ebensowenig kann ich mir vorstellen, daß die Längsmuskeln des Ventiltrichters gleichzeitig die Klappen öffnen und den Kelch erweitern können. Beide Vorgänge spielen sich vielmehr völlig unabhängig voneinander ab. Schon die Tatsache, daß man in den Präparaten den Kelch stark erweitert, die Klappen aber geschlossen findet, spricht gegen die bisherige Darstellung. Für das Öffnen der vier Klappen kommen lediglich die Längsfasern in Frage, die über der Ringmuskelschicht verteilt an die Klappen heranziehen (Fig. 35, 36 Lm_1). Geschlossen werden sie dagegen bei dem Verengern des ganzen Apparates durch die Ringmuskeln.

Der Grund des Kelches, den Schiemenz Hals nennt, geht in den Stiel des Trichters über, der als ein äußerst zarter Schlauch von 1,1 mm Länge und 0,1 mm lichter Weite rechtwinkelig gegen den Kelch abgebogen ist (Fig. 23 *Vsch*). Ich nenne ihn mit Rücksicht auf seine Funktion Ventilschlauch. Im Gegensatz zu dem muskulösen Kelch repräsentiert er sich in der Hauptsache nur als eine Fortsetzung des Kelchepithels und seiner Intima in Form einer Duplicatur, die den

Trichter mit dem Mitteldarm verbindet. Seine beiden Lamellen bestehen aus niedrigen Epithelzellen (Fig. 37 *Ei*, *Ee*), die in spitzige Fortsätze ausgezogen sind. Dazwischen dringen vereinzelte Muskelfasern ein, welche beide Zelllagen zusammenhalten (Fig. 35, 36, 37 *B*). Seine äußere und mehr noch seine innere Wand ist in zahlreiche Falten gelegt, die von einer noch üppiger gefalteten und zerknitterten zarten Intima überkleidet wird (Fig. 37 *J*), die auf den Schnitten in wirren Zügen stets das ganze Lumen auszufüllen scheint. Aus der hinteren Mündung des Schlauches, der etwas verengt und schräg federkielartig zugeschnitten ist, hängt die Intima eine Strecke weit heraus (Fig. 35, 36 *J*).

Nachdem ich den Bau des Verbindungsstückes zwischen Honigblase und Mitteldarm eingehend geschildert habe, will ich seine Lage im Körper und seinen Zusammenhang mit den benachbarten Darmteilen beschreiben. Dieselbe ist höchst merkwürdig und noch von keinem Beobachter richtig dargestellt worden. Selbst Schiemenz, der sehr gut beobachtete, zeichnet den fraglichen Darmabschnitt so, als lägen Honigblase, Verbindungsstück und Mitteldarm in gleicher Linie und in der Längsachse des Körpers. Zu einem solchen Bilde kommt man nur, wenn man den Darm aus dem Körper herausreißt. Konserviert man ihn dagegen vorsichtig im Körper und präpariert ihn erst heraus, wenn er genügend gehärtet ist, so präsentiert sich uns der Ventiltrichter in einer ganz andern Lage. Um dieselbe zu erkennen genügt die makroskopische Betrachtung nicht, denn der Kelch steckt fast vollständig in der Honigblase, und der Ventilschlauch ist im Anfangsteil des Mitteldarmes verborgen (Fig. 21). Auf Schnitten (Fig. 35, 36) und in aufgehellten Präparaten in toto (Fig. 24) sieht man jedoch ohne weiteres, daß der Kelch nicht am Boden der Honigblase in der Verlängerung der Speiseröhre sitzt, sondern an ihrer rechten Seitenwand befestigt ist. Er liegt also (Fig. 20, 21 *Tr*) vollkommen quer zur Längsachse im Körper, so daß seine kreuzförmige Öffnung mit den vier Klappen nach links in die Honigblase hineinschaut. Damit sich die Klappen leicht öffnen und schließen können, ist die mit ihren Rändern zusammenhängende Wand der Honigblase (*H*) ziemlich weit über den Kelch herübergeschlagen (Fig. 21). Sie wird in dieser Lage durch die Muskelzüge erhalten, welche als Fortsetzung ihrer Muskelschichten vom Umschlagsrande den Kelch umspinnend zum Mitteldarm ziehen (Fig. 35 Lm_1). Die vordere Hälfte des Kelches mit den vier Klappen wird auf diese Weise in die Honigblase gezogen, während der engere Grund des Trichters frei liegt (Fig. 21). Je nach dem Kon-

traktionszustand des Kelches liegt die Wand der Honigblase ihm mehr oder weniger glatt an. Im Expansionszustand (Fig. 27) ist sie prall über die Oberfläche des Kelches gespannt. Bei der Kontraktion dagegen hängt sie in Falten von den Klappen herunter (Fig. 26 *f*). Vom Ventilschlauch sieht man am unverletzten Darm (Fig. 20) keine Spur, weil er seiner ganzen Länge nach in den Mitteldarm (Fig. 20 *Md*) eingestülpt ist als doppelwandiger Kanal, dessen äußere Wand sich mit dem Darmepithel verbindet (Fig. 35 *E*). Da der Mitteldarm in einem scharfen Bogen von der rechten auf die linke Körperseite verläuft, ist auch der Schlauch rechtwinkelig nach hinten gegen den Kelch abgeknickt und nähert sich unter leichter Biegung der linken Wand des Darmes (Fig. 21 *Vsch*).

Zum Verständnis der funktionellen Bedeutung dieses wunderbaren Apparates, der bei der Königin, Arbeiterin und Drohne keine merklichen sexuellen Unterschiede aufweist, ist es notwendig, zu prüfen, ob die geschilderten Einrichtungen eine specifische Eigentümlichkeit der Honigbiene sind, oder allen Hymenopteren zukommen. Ich habe dieser Frage wenig Aufmerksamkeit mehr geschenkt, weil sie bereits von Bordas (1) endgültig entschieden wurde. Er stellte fest, daß sich bei allen von ihm studierten Hautflüglern ein dem Ventiltrichter der Biene homologes und analoges Organ zwischen Vorder- und Mitteldarm befindet. Die Ausbildung der einzelnen Teile unterliegt jedoch manchen Variationen. Dieselben fallen an dem bei allen Hymenopteren durch vier am Rande behaarte Klappen verschließbaren Kelchabschnitt wenig auf. Nur bei Tenthrediniden soll er sehr schwach entwickelt sein. Dagegen schwankt die Länge des Ventilschlauches in weiten Grenzen. Bei *Colpotrichia*, *Cryptus*, *Tenthredo* u. a. eine ganz niedrige Epitheldupliatur, wächst er bei Vespiden zu einem ungeheuer weit in den Mitteldarm hineinreichenden Schlauch aus. Bei *Vespa crabro* ist er zehnmal länger als bei der Biene (Fig. 25 *Vsch*), denn er mißt mehr als 1 cm. Es ist natürlich schwer, für diese wechselnde Entfaltung des Schlauches eine befriedigende Erklärung zu finden. Doch scheint, nach den Abbildungen Bordas' zu schließen, seine Länge in Korrelation zur Länge des Mitteldarmes zu stehen. Nach Bordas' Zeichnungen ist jedenfalls der Schlauch um so kleiner, je kürzer der Mitteldarm bleibt. Dem langen Ventilschlauch der Hornis dagegen entspricht ein sehr langer Mitteldarm (Fig. 19, 25). Auch die topographischen Beziehungen des Apparates zu den benachbarten Darmabschnitten scheinen denen bei der Honigbiene zu ähneln. Obgleich Bordas den Ventiltrichter ausnahmslos in die Längsachse

des Darmes einzeichnet, betont er doch bei verschiedenen Species, daß er von der Seite her sich an den Kropf heftet. Ich habe einige Präparate von der Hornis angefertigt und mich überzeugt, daß auch bei ihr der Kelch des Trichters (Fig. 19, 25 *Tr*) quer im Körper liegt und der Ventilschlauch rechtwinkelig gegen ihn nach hinten abgeknickt ist (Fig. 25 *Vsch*). Aber er befindet sich, größtenteils in der Honigblase geborgen, nicht auf der rechten Seite des Kropfes, sondern auf der linken, so daß sich die Klappen nach rechts öffnen (Fig. 25 *Tr*).

Das funktionelle Verständnis kann ferner wesentlich durch die Entscheidung der Frage gefördert werden, ob auch andern Insekten ähnliche Einrichtungen zukommen. Noch niemand hat dieses Problem ernsthaft diskutiert. Nur Ramdohr (6) sprach vor 100 Jahren flüchtig den Gedanken aus, daß der Ventiltrichter dem Vor- oder Kaumagen der andern Insekten, besonders der Orthopteren und Coleopteren vergleichbar sei. Er bezeichnet diesen Darmabschnitt sehr treffend nicht als Kau-, sondern als »Faltenmagen«, da seine Innenwand Längsfalten bildet, deren Oberfläche in der mannigfachsten Weise mit Zähnen und Borsten besetzt ist. Ihre Zahl wechselt: Bei *Tenebrio molitor* treten nur vier, bei *Dyticus striatus* und *Carabus granulatus* acht, vier größere und vier kleinere Falten auf; bei *Locusta viridissima* und *Acheta campestris* sieht man sechs, bei *Curculio lapathi* sogar neun Falten. »Bei einigen Insekten«, führt Ramdohr weiter aus, »finden sich gleichsam Anfänge eines Faltenmagens, welche gemeiniglich in der Speiseröhre versteckt liegen. Zwischen den hierher gehörigen Organen und dem wirklichen Faltenmagen sind die Übergänge indessen so unmerklich, daß es schwer wird, die Grenzlinien zu ziehen.« »Dahin gehört der blumenkelchförmige Magenmund der Wespe, die trichterförmige, innerlich mit vier Schwielen besetzte Verengerung der Speiseröhre bei der *Libellula aenea* und die ähnliche, mit einem hohlen Knopf sich endigende Verengerung derselben bei der *Formica rufa*. Auch die fleischige Wulst, welche sich zwischen dem Magen und der Speiseröhre bei dem *Ichneumon enervator* und dem *Cryptocephalus quattuor punctatus* befindet und einem Faltenmagen ähnlich sieht, läßt sich hierher zählen.« In der Tat kann man sich dem Gedanken an die morphologische Übereinstimmung zwischen dem Ventiltrichter der Hymenopteren und dem Faltenmagen der Orthopteren usw. gar nicht entziehen. Im Expansionszustand wenig deutlich, tritt die Homologie sehr klar hervor, sobald sich bei der Kontraktion die Trichterwand ihrer ganzen Länge nach in vier aneinander gedrängte Falten legt (Fig. 22).

Allerdings ist die Ausbildung und die Lage des Apparates in beiden Insektengruppen total verschieden. Bei den Geradflüglern ein hoch differenzierter, freiliegender Abschnitt des Vorderdarmes, ist er bei den Hymenopteren zu einem winzigen Kegelchen reduziert, das in der Aussackung der Speiseröhre steckt. Dazu liegt der Kaumagen der Heuschrecken und Grillen stets in der Verlängerung der Speiseröhre, während der Ventiltrichter der Hymenopteren stark nach der Seite verschoben ist. Um die Homologie des Ventiltrichters mit dem Faltenmagen der Orthopteren usw. über jeden Zweifel zu erheben, zog ich die Entwicklungsgeschichte zu Rate, die in vollem Umfange die auf vergleichend-anatomischen Untersuchungen basierte Vermutung bestätigte und einen Einblick in höchst merkwürdige genetische Vorgänge eröffnete.

II. Die Entwicklung des Ventiltrichters.

Die postembryonale Entwicklung des Vorderdarmes der Hymenopteren hat meines Wissens noch niemand eingehend studiert. Abgesehen von Karawajew (3), der histogenetische Angaben über den Darmkanal von *Lasius flavus* machte, beschreibt nur Bordas (1) einige Entwicklungsstadien des Darmes von *Vespa germanica*. Aber diese anscheinend nur auf makroskopischen Beobachtungen begründeten Schilderungen geben uns keine klare Vorstellung von den gewaltigen Form- und Lageveränderungen, die der vorderste Abschnitt des Darmkanals während der Nymphenzeit erleidet.

Um einen genauen Einblick in diese morphogenetischen Vorgänge zu gewinnen, habe ich vom Ende der Larvenzeit an zahlreiche aufeinander folgende Nymphenstadien in Quer-, Transversal- und Längsschnittserien zerlegt und das Vorderdarmende in Wachs rekonstruiert. In den Fig. 10—18 sind die wichtigsten Modelle bei gleicher Vergrößerung (25 : 1) reproduziert.

Bevor ich mit der Schilderung meiner Befunde beginne, will ich kurz an die Eigentümlichkeiten des Larvendarmes erinnern (Fig. 28). Von seinen drei Abschnitten prädominiert der Mitteldarm (*Md*), der als weiter wurstförmiger Sack fast den ganzen Körper vom zweiten bis elften Segment erfüllt. Mit der zunehmenden Körpergröße weitet sich sein Lumen immer mehr aus, weil er, hinten blind geschlossen, die sich ansammelnden Kotmassen nicht an den Enddarm abgeben kann. Der Vorder- und Enddarm bleiben dagegen kurz und eng (*Vd*, *Ed*). Während der letztere mit einer kurzen Schlinge die drei letzten Segmente durchzieht, reicht der Vorderdarm nur bis in die hintere

Partie des ersten Segmentes (*I*), um nach einer leichten Erweiterung in den Mitteldarm einzumünden. An den Rändern der Mitteldarmpforte hängt eine kleine trichterförmig sich verengende Ringfalte in den Mitteldarm hinein, die das Zurücktreten von Nahrungsmassen aus dem Mitteldarm in den Vorderdarm verhindert (*R*). Infolgedessen stauen sich die Kotmassen im hintersten Teile des Mitteldarmsackes auf. Gegen Ende der Larvenzeit gibt die sich verdünnende Scheidewand zwischen Mittel- und Enddarm dem Druck der Nahrungsmassen nach, wie Rengel (8) es sehr hübsch bei *Vespa* beschrieben hat, so daß der gesamte Darminhalt in kleinen Portionen nach und nach entleert werden kann. Nach der Defäcation, etwa am 6. Tage ihrer Lebenszeit, spinnt sich die Bienenlarve in einen zarten Kokon ein, während die Arbeitsbienen die Zelle mit einem porösen Deckel aus Wachs und Blütenstaub schließen. Mit diesem Moment setzen die kolossalen Veränderungen ein, welche zur Bildung des neuen Darmes führen. Die histolytischen Prozesse, durch welche der alte Darm eingeschmolzen und durch einen neuen ersetzt wird, zu verfolgen, lag nicht in dem Plan dieser Untersuchung. Meine ontogenetischen Studien setzen erst ein, sobald die Grundzüge des Nymphendarmes festgelegt sind.

Durch die Histolyse (Fig. 29) wird die Gliederung des Darmes nicht berührt; ja sie tritt sogar noch deutlicher hervor, weil von Beginn der Nymphenzeit an auch Vorder- (*Vd*) und Mitteldarm (*Md*) blind aneinander stoßen. Die Längenverhältnisse der einzelnen Darmabschnitte sind wenig geändert. Dagegen hat die Metamorphose die Unterschiede in der Weite der einzelnen Darmabschnitte gänzlich verwischt. Der Darm ist in allen Teilen ein enger, annähernd gleich weiter Kanal, der wie bei der Larve als gerader Schlauch den jungen Nymphenkörper mit Ausnahme einer Schleife im Enddarm (*Ed*) durchzieht. Der Vorderdarm, der in leichtem Bogen von der ventral gelegenen Mundöffnung zwischen oberem und unterem Schlundganglion hindurchgeht (*Go*, *Gu*), hat sich zwar etwas gestreckt, aber seine Berührungsstelle mit dem Mitteldarm liegt noch weit vorn im Bereiche des künftigen Brustabschnittes.

Im Gegensatz zu der Angabe von Bordas, daß bei der jungen Nymphe die Bildung der Honigblase usw. noch nicht zu beobachten sei, können wir bereits in diesem frühen Stadium, in dem die Nymphe noch nicht einmal die Larvencuticula abgestreift hat, an Schnitten und Modellen eine primitive Differenzierung des Vorderdarmendes deutlich erkennen. Wir sehen unter dem dritten Segment (Fig. 29 *III*)

eine ganz schwache Erweiterung (*H*) der engen Speiseröhre (*Sp*), welche die erste Andeutung der Honigblase markiert; dahinter erhebt sich das Epithel in Form von vier winzigen Längswülsten (Fig. 13, 29 *F*), die, keilförmig in den Vorderdarm vorspringend, ein kreuzförmiges Lumen umgrenzen (Fig. 3 *E*). Daran schließt sich ein kleiner undifferenzierter Abschnitt des Vorderdarmes (Fig. 29 *V*), der blind geschlossen unmittelbar an den Mitteldarm anstößt. Wir erkennen ohne Mühe in diesen Bildungen die Anlage des Ventiltrichters.

Diese Verhältnisse ändern sich zunächst wenig. Abgesehen von einer geringen Größenzunahme der geschilderten Teile fällt nur auf, daß die ganze Anlage in der folgenden Zeit offenbar kopfwärts vorgeschoben wird; denn in dem nächsten Stadium, das ich modellierte, liegt der Endabschnitt des Vorderdarmes im Bereiche des großen Mesosternums (Fig. 30 *II*). Trotzdem ist der Vorderdarm länger geworden, weil sein Kopfabschnitt (*Kd*), mit dem Wachstum des Kopfes Schritt haltend, sich ventralwärts beträchtlich gestreckt hat (Fig. 30 *Kd*). Die Honigblase hat sich erweitert (Fig. 13 *H*). Da die Trichterfalten (*F*) kräftiger hervortreten, markiert sich auch der undifferenzierte Endabschnitt (*V*) deutlicher. Vom Grunde des letzteren erhebt sich ein auch in allen folgenden Stadien erkennbares kleines Epithelzäpfchen (Fig. 13 *V*).

Hand in Hand mit diesen Veränderungen fängt der Mitteldarm (Fig. 30 *Md*) an, sich von hinten her zu erweitern. Da in diesem Stadium die Gliederung des Körpers in Brust und Hinterleib bereits erkennbar ist, können wir am Mitteldarm einen weiteren im Abdomen gelegenen und einen engen, den Thorax durchziehenden Vorderabschnitt unterscheiden.

Die Ontogenese lehrt also klar und deutlich, daß bereits in der Übergangsperiode von der Larven- zur Nymphenzeit mit Ausnahme des Ventilschlauches alle wesentlichen Teile des abdominalen Vorderdarmabschnittes erkennbar sind. Weit mehr überrascht aber die Tatsache, daß diese Teile nicht in der Körperpartie gebildet werden, die sie später beherbergt. Obgleich Brust und Hinterleib äußerlich schon herausmodelliert sind, finden wir die Anlagen des Ventiltrichters weit vorn im Brustraum dicht hinter dem Kopf. Es läßt sich voraussehen, daß der definitive Zustand nicht bloß durch die feinere Modellierung, sondern vor allen Dingen durch eine Verschiebung der Anlagen nach hinten erreicht werden kann. Ferner zeigen Schnitte und Modelle, daß die einzelnen Teile, die im ausgebildeten Zustande winkelig zueinander gestellt und teilweise ineinander geschoben sind, sich im

Anfang der Nymphenzeit in der Längsachse des Körpers als Differenzierungen eines einheitlichen Schlauches hintereinander reihen, die fest und unverrückbar nicht bloß miteinander, sondern auch mit dem Mitteldarm zusammenhängen. Dieser Umstand ist für das Verständnis der Wirkungsweise des ganzen Apparates außerordentlich wichtig, wie ich im nächsten Kapitel auseinandersetzen werde. Höchst merkwürdig ist schließlich die Tatsache, daß die erste Anlage eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Kontraktionszustand des fertigen Ventiltrichters zeigt. Ein Vergleich der Fig. 13 und 22 läßt die Übereinstimmung beider Stadien klar erkennen, denn sowohl bei der jungen Nymphe, wie im Kontraktionszustand ist der Ventiltrichter seiner ganzen Länge nach in vier eng aneinander gedrängte Falten gelegt. Der Unterschied besteht lediglich darin, daß die Falten bei der Nymphe in der Längsachse des Körpers liegen, während sie beim erwachsenen Tiere quer zu ihr stehen. Die weitere Entwicklung führt nach und nach den Kontraktionszustand in das Expansionsstadium über. Bevor ich aber diesen Vorgang schildere, muß ich des histologischen Aufbaues der primitiven Anlage gedenken.

Auch die Grundzüge des histologischen Baues werden zu Beginn der Nymphenzeit festgelegt. Aber die Ausbildung der Wandschichten weicht noch in mancher Beziehung von der bei dem ausgebildeten Tier herrschenden Regel ab. Das fällt besonders am Epithel auf. Bei dem ausgewachsenen Insekt ist der Vorderdarm fast durchgehends von einem ganz niedrigen Plattenepithel ausgekleidet. Den Vorderdarm der jungen Nymphe zeichnet dagegen eine sehr hohe cylindrische Zellschicht aus, auf die bereits Bordas hingewiesen hat (Fig. 6 *E*). Die Kerne liegen meistens in der Mitte der Zellen oder mehr ihrer distalen Partie genähert. Nach Bordas birgt jede Zelle neben dem Hauptkern zwei, drei und mehr Nucleoli. Ob diese Angabe zutrifft habe ich nicht näher geprüft; doch ist eine Häufung der Kerne in der Mitte der Zellen, wie man auf Querschnitten sieht, unverkennbar. In der Speiseröhre ist die Epithelschicht außerordentlich hoch. Die Epithelzellen der primitiven Honigblase (Fig. 8 *E*) sind niedriger, aber breiter. In den Verschlußfalten (Fig. 3, 4 *E*) stehen die Kerne sehr dicht gedrängt in der Mitte des Epithels. Im Gegensatz zum Vorderdarm besteht das Epithel des Mitteldarmes aus niedrigen kubischen Zellen mit mehr basal gelagerten Kernen. Eine zarte chitinöse Intima (*J*) bedeckt in allen Darmabschnitten bereits die innere Fläche des Epithels. In der Speiseröhre und der Honigblase erkennt man gut auch die homogene Membran, welche den Epithelschlauch

außen überzieht. Bordas nennt sie Basalmembran, Schiemenz Membrana propria. Über der Basalmembran liegen Muskeln, die, kontinuierlich über Vorder- und Mitteldarm hinziehend, in längs- und ringsverlaufenden Faserschichten geordnet sind. Die Anordnung der beiden Schichten soll nach Bordas und Schiemenz beim fertigen Tiere in allen Teilen des Vorderdarmes gleich sein, indem einer inneren Ringmuskellage sich äußere Längsmuskeln anschließen. Für die frühesten Entwicklungsstadien trifft das nach meinen Beobachtungen nicht ganz zu. Auf dem Epithel des Oesophagus und der Honigblase liegt eine ganz dünne Lage von Längsmuskeln (Fig. 6 *Lm*), auf die nach außen eine stärkere Ringmuskellage (*Rm*) folgt. Anders gestalten sich die Verhältnisse auf der äußeren Oberfläche des Faltenabschnittes. Die innere Längsmuskellage läßt sich nicht mehr auf der ganzen Oberfläche des Epithelschlauches nachweisen, sondern ist in vier etwas stärkere Bündel zusammengezogen, die sich in den äußeren Furchen der Epithelfalten eine Strecke weit nach hinten verfolgen lassen (Fig. 3 *Lm*). Sie erreichen jedoch nicht einmal die Länge der Epithelfalten, sondern enden etwa in der Mitte des gefalteten Abschnittes (Fig. 4). Im Verbindungsstück (Fig. 5) sieht man keine Spur mehr von ihnen. Diese Ausläufer der inneren Längsfaserlage repräsentieren die Anlagen der mächtigen Längsmuskeln, die später den Klappen aufliegen. Die Ringmuskellage (*Rm*) der Speiseröhre und Honigblase setzt sich dagegen kontinuierlich nicht bloß auf den Endabschnitt des Vorderdarmes, sondern auch auf den Mitteldarm fort. Über den Längsmuskeln der Epithelfalten wird sie besonders mächtig (Fig. 3, 4 *Rm*) und liefert das Material für die starken Ringmuskeln zum Verengern des Klappenapparates. Das Verbindungsstück umschlingen sie in schwächerer, aber gleichmäßiger Lage (Fig. 5 *Rm*), um an der Berührungsstelle des Vorder- und Mitteldarmepithels noch einmal anzuschwellen. In wesentlich schwächerer Ausbildung setzen sie sich auf den Mitteldarm fort. Zu der Ringmuskellage gesellt sich von der Honigblase an eine dünnere äußere Längsmuskellage, die ohne bemerkenswerte Differenzierungen auf den Mitteldarm übergeht (Fig. 3 bis 5 Lm_1).

Nachdem die Grundzüge des definitiven Zustandes während der ersten Tage des Nymphenlebens fixiert sind, setzt ein energisches Wachstum aller Darmabschnitte ein. Während sich auch die vordere Hälfte des Mitteldarmes (Fig. 14 *Md*) allmählich ausweitet, streckt sich der Vorderdarm beträchtlich in die Länge. Auf dem nächsten Stadium, von dem ich in Fig. 31 einen medianen Längsschnitt und in Fig. 10

u. 14 Modelle reproduzierte, hat sich die Länge der Speiseröhre und der Honigblase nahezu verdoppelt (Fig. 14 *Sp* u. *H*). Im Endabschnitt des Vorderdarmes ist das Längenwachstum dagegen sehr gering. Der Faltenteil (*F*) samt dem Verbindungsstück (*V*) hat sich nach genauen Messungen nur von 0,72 mm auf 0,88 mm verlängert. Infolge des Längenwachstums werden Honigblase, Faltenabschnitt und Verbindungsstück gegen das Abdomen nach hinten geschoben (Fig. 31). Während sie im vorhergehenden Stadium innerhalb des zweiten Segmentes lagen, befinden sie sich jetzt größtenteils im dritten und vierten Segment (Fig. 31 *III*, *IV*). Die Berührungsstelle zwischen Vorder- und Mitteldarm, in der vorhergehenden Phase in der hinteren Partie des Mesothorax gelegen, gelangt auf diese Weise fast bis an den postsegmentalen Rand des vierten Körperringes (Fig. 31 *IV*). Gleichzeitig ändert der Vorderdarm seinen Verlauf. Während er bisher von den Schlundganglien an in seiner ganzen Länge fast horizontal den Thorax durchzog (Fig. 30), behauptet für die Folgezeit nur die Speiseröhre (Fig. 31 *Sp*) ihre ursprüngliche Lage. Der Endabschnitt von der Honigblase an wendet sich dagegen unter einem sehr stumpfen Winkel schräg nach hinten und unten. Diese Verschiebung ist augenscheinlich bedingt durch die tiefe Einschnürung, welche zwischen dem vierten und fünften Segmente vom Rücken her einschneidend den Körper immer deutlicher in Thorax und Abdomen gliedert (Fig. 30, 31 *IV* u. *V*). Dadurch wird der ganze Darmtractus dieser Region gegen die Bauchwand herunter gedrückt.

Hand in Hand mit diesen Verlagerungen gehen mancherlei Formwandlungen. Der Kopfdarm beult sich gegen die vordere Kopfwand aus (Fig. 31 *Kd*). Der Querdurchmesser der Honigblase nimmt besonders gegen den Rücken beträchtlich zu (Fig. 10 *H*). Die größere vordere Hälfte der vier Epithelfalten (Fig. 14 *F*) tritt kräftig hervor. Gegen das Verbindungsstück (*V*) zu dagegen macht sich etwa vom Ende der Längsmuskeln an eine zunächst noch wenig markierte Verflachung derselben bemerkbar (Fig. 14 *F*), so daß die Lichtung dieses Abschnittes weiter wird. Da sich gleichzeitig die Wand etwas ausbaucht, tritt die Faltenkammer auch bei äußerlicher Ansicht (Fig. 10 *F*) als leichte Anschwellung hinter der Honigblase (*H*) zutage. Durch diese Vorgänge wird die allmähliche Expansion des Ventiltrichters eingeleitet. Sie berühren die Strukturverhältnisse jedoch sehr wenig. Ihre geringfügigen Veränderungen zu schildern, verlohnt sich nicht, zumal die Morphogenese des Vorderdarmes unsre vollste Aufmerksamkeit beansprucht.

Obgleich sich an der äußeren Gestalt der Nymphe wenig ändert, schreiten die geschilderten Vorgänge unter der Nymphenhaut sehr rasch weiter. Vor allen Dingen imponiert die mächtige Entfaltung der Honigblase (Fig. 11, 15 *H*). Da das Längenwachstum der Speiseröhre mit der Erweiterung der Honigblase Schritt hält, rückt die Honigblase, den Faltenteil und das Verbindungsstück vor sich herschiebend, rasch gegen den Hinterleibsstiel vor. Auf dem in Fig. 32 abgebildeten Längsschnitt ist die Berührungsstelle zwischen Vorder- und Mitteldarm so weit nach hinten geschoben, daß Faltenteil (*F*) und Verbindungsstück (*V*) bereits im Anfangsteil des Hinterleibes liegen. Die Honigblase (*H*) zwängt sich gerade in den enger gewordenen Hinterleibsstiel hinein. Um ihn bei ihrer Weite passieren zu können, legt sich ihre Wand in zahlreiche Längsfalten (Fig. 11, 15, 32 *H*).

Angesichts der enormen Wachstumsenergie der Honigblase frappiert die Tatsache, daß Faltenteil und Verbindungsstück auch nicht das geringste Längenwachstum mehr verzeichnen lassen. Der Längendurchmesser dieser Abschnitte ist bereits für alle Zukunft festgelegt. Der Abstand der vorderen Faltenkante vom Mitteldarm ändert sich nicht mehr. Dagegen erleidet dieser Teil des Vorderdarmes eine gründliche Ummodellierung. Die bereits im vorigen Stadium einsetzende Ausweitung der hinteren Hälfte des Faltenschlauches führt zu einer mächtigen Aufbauchung des ganzen Abschnittes, die auch äußerlich deutlich erkennbar ist (Fig. 11 *F*). Die Aufblähung erfolgt auf Kosten der Epithelfalten (*F*), deren hintere Hälfte nach und nach vollständig verstreicht (Fig. 15 *F*). Ihre vordere Partie dagegen modelliert sich jetzt um so stärker heraus in Gestalt von vier keilförmig, schräg gegen die Honigblase vorspringenden Epithelwülsten (*F*). Da das Verbindungsstück (*V*) eng bleibt, zeigt dieses Stadium schon sehr klar die charakteristische trichterförmige Höhlung des fertigen Apparates, die mit dem Lumen der Honigblase durch einen Gang von kreuzförmigem Querschnitt in Verbindung steht. Während dieser Verschiebung krümmt sich der Mitteldarm nach rechts herüber, so daß ihn der Medianschnitt nicht mehr in seiner ganzen Länge trifft (Fig. 32 *Md*).

Damit hat die Entwicklung des Vorderdarmes dasjenige Stadium erreicht, auf dem man die morphologische Bedeutung seiner Abschnitte klar erkennen kann. Die vergleichend-anatomische Betrachtung hat es im höchsten Grade wahrscheinlich gemacht, daß wir trotz der starken Modifikation, welche das Organ bei den Hymenopteren erfahren hat, in dem Ventiltrichter der Honigbiene ein Homologon des

Kau- oder Faltenmagens der übrigen Insekten erblicken müssen. Bei der erwachsenen Biene ist die morphologische Erkenntnis durch die Ineinanderschachtelung und Verlagerung der fraglichen Teile erschwert. Auf diesem frühen Entwicklungsstadium, an dem die sekundären Veränderungen noch nicht eingetreten sind, schwindet jeder Zweifel an dieser Deutung. Genau wie bei den Orthopteren usw. schließt sich an die kropfartige Erweiterung der Speiseröhre ein gefalteter Darmabschnitt, der durch ein kleines undifferenziertes Stück mit dem Mitteldarm in Verbindung steht. Allerdings zeigt schon die erste Anlage des Faltendarmes bei den Hymenopteren eine starke Reduktion, indem an Stelle der zahlreicheren Längsfalten der meisten Insekten nur vier Epithelleisten angelegt werden. Aber der einfache Bau kann uns in der morphologischen Auffassung nicht beirren, denn die topographischen Beziehungen stimmen genau mit den Verhältnissen bei andern Insekten überein. Die weitere Entwicklung verwischt dann die anfängliche Ähnlichkeit mehr und mehr, da die sekundäre Modellierung und Orientierung des Faltenmagens in Anpassung an die besonderen Bedürfnisse bei den Hymenopteren wesentlich andre Bahnen einschlägt, als bei den Orthopteren usw.

Gewissermaßen dem Zuge des Mitteldarmes folgend, rückt die Honigblase sehr rasch durch den immer enger werdenden Hinterleibsstiel hindurch und gelangt so in den vordersten Abschnitt des Abdomens (Fig. 33). Sobald sie die Verbindung zwischen Thorax und Abdomen passiert hat, beginnt eine neue Periode in der Entwicklung des Vorderdarmes, in deren Verlauf diejenigen Eigentümlichkeiten herausgebildet werden, welche den abdominalen Vorderdarmabschnitt der Hymenopteren von dem der Orthopteren unterscheiden.

Zunächst wird die bisherige Orientierung der einzelnen Vorderdarmkammern total geändert. Während sie bei Nymphen, deren Augen schwach rötlich durch die Cuticula hindurch schimmern, noch in der Längsachse des Körpers hintereinander liegen, wird durch die Krümmung des Mitteldarmes der Ventiltrichter von der Längsrichtung abgezerrt und auf die rechte Körperseite gezogen (Fig. 16 *F*). Er schaut daher nicht mehr von hinten in die Honigblase hinein, sondern etwas schief von der Seite. Die Honigblase selbst (Fig. 16 *H*), deren Wand sich unterdessen ausgeglättet hat, wird durch diese Verlagerung nicht irritiert. Sie baucht sich in der Verlängerung des Oesophagus nach links hinten und oben auf und nimmt ihre definitive Lage in der linken Hälfte des fünften und sechsten Segmentes ein (Fig. 33, 34 *V*, *VI*). Dadurch ist schon jener winkelige Verlauf angedeutet, den wir im

ersten Teil als charakteristisch für das Verbindungsstück zwischen Vorder- und Mitteldarm hervorgehoben haben. Noch immer sind aber seine einzelnen Abteilungen hintereinander gereiht, da der Klappenabschnitt und das Verbindungsstück sich außerhalb der Honigblase befinden. Das ändert sich nun bald. Hat der Ventiltrichter seine definitive Lage auf der rechten Körperseite eingenommen, so stülpt sich die mit ihm zusammenhängende Wand der Honigblase allmählich über seine Muskellagen (Fig. 16—18 *H* u. *F*). Dieser Prozeß, dessen Beginn schon in Fig. 16 erkennbar ist, schreitet so lange fort, bis die Wand der Honigblase (*H*) den Faltenteil des Apparates (*F*) vollständig eingehüllt hat, so daß die Klappen, zu einem konisch vorspringenden Deckel zusammengelegt, ganz in die Honigblase hineingezogen werden (Fig. 17 u. 18 *F*). Auf diese Weise erhält auch die äußere Fläche der vier Klappen einen zarten Epithelüberzug. Zwischen den beiden Epithellagen gesellen sich zu den drei Muskelschichten der Klappen die Längs- und Ringfasern der Honigblase, die von ihrem Umschlagsrand in Form eines den Klappenapparat umspinnenden Netzwerkes zum Mitteldarm ziehen. Durch diese Vorgänge verliert der abdominale Abschnitt des Vorderdarmes beträchtlich an Länge. Ein Vergleich der Modelle 10, 11, 12, die in der gleichen Vergrößerung photographiert sind, läßt das deutlich erkennen.

Die Modellierung des Klappenapparates nähert sich mehr und mehr dem fertigen Zustand. Die Innenwand jeder Klappe wölbt sich gegen das Trichterlumen stark vor (Fig. 18 *F*). Mit ihren Rändern hart aneinander stoßend, helfen sie den Deckel bilden, welcher den Ventiltrichter von der Honigblase trennt. Unmittelbar hinter der Verbindungsstelle je zweier Falten macht sich eine kreisrunde, ziemlich tiefe Nische bemerkbar (Fig. 17, 18 *X*), die auch am fertigen Apparat deutlich auffällt.

Mit diesen Veränderungen gehen histologische Differenzierungen der Speiseröhre und Honigblase Hand in Hand, die in erster Linie das Epithel betreffen. Die Zellen flachen sich ab und schrumpfen mehr und mehr zu dünnen Platten zusammen. Trotzdem erscheint die Wand nicht dünner, weil sich der durch das Abflachen der Zellen stark vergrößerte Epithelmantel gleichzeitig in dicht gedrängte Falten legt (Fig. 7 u. 9 *E*). Dadurch gewinnt man vom Schnittbild sogar den Eindruck, als würde die Wand ständig dicker. Diese Faltung unterbleibt in dem Teile der Honigblasenwand, der über den Verschlußkopf geschlagen ist. Er liegt als zarte, kaum nachweisbare Membran auf der Oberfläche der Klappen. Die Epithelzellen der

vier Falten, deren Kerne sich unter der Intima gruppieren, bleiben sehr hoch, weil hier später eine starke Chitinabscheidung erfolgen muß.

Obgleich der ganze Apparat, abgesehen von der Chitinisierung nahezu vollendet ist, bemerkt man nicht das geringste von der Anlage des Ventilschlauches. Das Mitteldarmepithel, aus dem man ihn seiner Lage nach wohl abzuleiten geneigt wäre, bleibt völlig unverändert. Ja, es verkümmert an der Berührungsstelle mit der Vorderdarmwand mehr und mehr. Erst bei Nymphen, deren Augen schon ganz dunkel pigmentiert sind, beginnt die Bildung des Ventilschlauches, aber in ganz andrer Weise, als man nach dem fertigen Zustand erwarten sollte. Statt vom Mitteldarm ausgehend nach hinten zu wuchern, nimmt er seinen Ursprung vom Vorderdarm und wächst zunächst in die Lichtung des Faltentrichters hinein. Um die Zeit, da sich die Honigblase über den Verschlußkopf zieht, erhebt sich das Epithel am Vorderrand des Verbindungsstückes in Gestalt eines gegen die Höhlung des Ventiltrichters vorragenden doppelwandigen Ringwalles (Fig. 1, 17 *Vsch*). Diese Ringfalte wuchert mächtig und, da sie keinen ihrer Wachstumsenergie entsprechenden Platz findet, legt sich das Epithel in dichte Falten, die schräg gegen die Mündung des Ventiltrichters gerichtet sind (Fig. 1 *Vsch*). An dieser Bildung beteiligt sich jedoch zunächst nur das Epithel, das auf der äußeren und inneren Oberfläche des Ringwalles aus niedrigen Zellen besteht. Später dringen spärliche Muskelfasern (Fig. 2 *Rm*) zwischen die Ringfalten ein, welche beide Epithellamellen zu einer einheitlichen Platte verlöten. Kurze Zeit bevor die Nymphe ihr enges Zellengefängnis verläßt, stülpt sich die Epitheldupliatur, die Scheidewand zwischen Vorder- und Mitteldarm zerreißend, nach hinten in den Mitteldarm hinein (Fig. 18 *Vsch*). Dabei wird die innere Wand des Ringwalles die mit dem Mitteldarmepithel zusammenhängende äußere des Ventilschlauches (Fig. 18), während die äußere, zahlreichen nach hinten hängenden Falten den Ursprung gebend, das Lumen des Schlauches auskleidet. Offenbar geschieht das Umstülpen ganz plötzlich, denn es wollte mir trotz eifrigsten Bemühens nicht gelingen, Zwischenstadien dieses Vorganges zu erhalten. Wie dem aber auch sein mag, auf jeden Fall erscheint es mir äußerst interessant, daß der Ventilschlauch, den man am fertigen Tier leicht dem Mitteldarm zurechnen möchte, ein Derivat des Vorderdarmes ist. Die anale Grenze des Vorderdarmes liegt also viel weiter hinten, als man nach dem anatomischen Befund vermuten sollte. Damit erledigt sich die Behauptung Schönfelds (11, S. 23, 42), daß der Ventiltrichter ein Teil des Mitteldarmes sei, von selbst. Bei dem

Umstülpen folgt der Schlauch der Krümmung des Mitteldarmes und legt sich nach und nach seiner medialen Wand an, so daß er in einem deutlich ausgesprochenen rechten Winkel zu dem voranliegenden Trichter steht. Die rechtwinkelige Anordnung wird dadurch mehr ausgeprägt, daß sich der Ventiltrichter in der Folgezeit vollkommen senkrecht zur Körperachse stellt (Fig. 18 *F*).

Nachdem alle Teile des Vorderdarmes angelegt sind, fördert die weitere Entwicklung nur ihre feinere Modellierung. Während sich das Lumen des Faltentrichters mehr und mehr ausbaucht, treten die vier Nischen an der Basis der Klappen (Fig. 18 *x*) deutlicher hervor. Am inneren Rande jeder Verschlußfalte bildet sich eine Epithelleiste (Fig. 18 *l*). Im Ventilschlauch nimmt die Faltung der Innenwand zu, so daß sie in scheinbar wirrem Durcheinander und nach hinten herunterhängenden Falten liegt.

Unterdessen hat die Chitinisierung begonnen. Die Intima der Speiseröhre und der Honigblase bleibt sehr dünn und legt sich den Unebenheiten des Epithels folgend in zahlreiche Falten (Fig. 9). Das Epithel selbst wird immer undeutlicher. Auf der gewölbten Innenfläche der Verschlußklappen erfolgt eine außerordentlich starke Chitinisierung. Gegen die Tiefe des Trichters dagegen bleibt die Chitinabscheidung spärlicher. Besonders in den seitlichen Nischen (Fig. 18 *X*) ist die Chitintapete zart und nachgiebig. Auf dem vorspringenden Epithelkamm, der den freien Innenrand jeder Klappe umsäumt, bilden sich nach innen vorspringende lange Borsten (Fig. 23 *h*), die wie ein Rechen in die Höhlung des Verschlußkopfes hineinschauen. Daran schließen sich nach außen spärlicher und unregelmäßiger geordnete kurze Haare. Im Verbindungsstück und Ventilschlauch wird nur eine sehr dünne Intima abgeschieden, die, alle Falten überziehend, eine kleine Strecke weit über die hintere Öffnung des Epithelschlauches hinaus in den Mitteldarm hineinhängt.

Damit ist die Entwicklung des Vorderdarmes der Biene vollendet. Ihr Studium fördert folgende wichtige Ergebnisse zutage: 1) Sämtliche Teile des im Abdomen liegenden Verbindungsstückes zwischen Honigblase und Mitteldarm sind Differenzierungen des blind geschlossenen Vorderdarmes, die während der frühesten Nymphenzeit als hintereinander gereihte Kammern eines einheitlichen Schlauches weit vorn im Thorax angelegt und sekundär in das Abdomen verlagert werden. 2) Der Faltentrichter der Honigbiene ist dem Kaumagen der übrigen Insekten homolog.

III. Die physiologische Bedeutung des Ventiltrichters.

Der wunderbare Bau des Ventiltrichters hat von jeher zu Betrachtungen über seine physiologische Bedeutung angeregt. Die Ansichten der Autoren gehen jedoch weit auseinander und sind um so absurder, je weniger exakte Beobachtungen ihnen zugrunde liegen. Wohl stimmen alle darin überein, daß der trichterförmige, in die Honigblase hineinragende Klappenapparat die Nahrungszufuhr zum Mitteldarm reguliert, aber über die Art und Weise seiner Tätigkeit herrscht nicht die wünschenswerte Einigkeit. Während Ramdohr (6) und Bordas (1) ihn für einen Kauapparat halten, sieht Schiemenz (9) mit Dufour (2) und Treviranus (14) seine Hauptaufgabe darin, bei gefüllter Honigblase dieselbe ganz gegen den Mitteldarm abzuschließen.

»Schon bei vollständig leerer Blase liegen die Klappen«, schreibt Schiemenz (S. 79, Abs. 2), »ziemlich eng aneinander an, und die schon an und für sich enge kreuzförmige Öffnung wird auch noch ein gutes Teil durch die Borsten versperrt. Sammelt die Biene nun Honig, um ihn einzutragen, so hat sie nur nötig, den so überaus stark entwickelten Ringmuskel zu kontrahieren, und der Verschlußkopf samt Hals wird seiner ganzen Länge nach dicht geschlossen. Die Lücken zwischen den Klappen und ihren Fortsätzen werden durch die vorspringenden Wülste versperrt, und von oben her endlich lagern sich die den Klappen besonders seitlich ansitzenden Häute auf die Ritzen zwischen denselben.«

Anderseits befähigt er die Biene aber auch, nach Bedarf durch Öffnen der Klappen Futter von der Honigblase zum Mitteldarm zu schaffen. Schiemenz denkt sich diesen Vorgang folgendermaßen:

»Wenn nun aber die Biene fressen will, so kann der Pollen durch die enge Ritze nicht durchdringen; es muß also die Öffnung vergrößert werden. Dies geschieht durch die Kontraktion der Längsmuskeln, welche, in Tätigkeit gesetzt, die Klappen so auseinander ziehen, daß dieselben einen Trichter bilden, der wohl geeignet ist, den Pollen aufzunehmen. Die sonst den Verschluß mit herstellenden Borsten bilden nun für die oft mit Stacheln und Tuberkeln besetzten Pollenkörner einen passenden Gleitapparat.«

Auch Schönfeld (10), der in einem ausführlichen Aufsatz seine Gedanken niedergelegt hat, äußert ähnliche Ansichten. Seine mangelhafte exakte Schulung verleitet ihn jedoch zu ganz unhaltbaren Spekulationen. Nachdem er in der breitschweifigsten Weise die meines Wissens von niemand aufgestellte Behauptung, daß der Ventiltrichter

keine »passive, nur mechanisch wirkende Klappe« sei, »die durch den Druck des im Honigmagen befindlichen Honigs geschlossen wird«, diskutiert hat, erklärt er das Organ für einen, dem Willen der Biene unterworfenen Apparat. Er geht dabei von der, meiner Ansicht nach, falschen Voraussetzung aus, daß der Besitz quergestreifter Muskulatur die willkürlichen Bewegungen verbürge. Das trifft wohl für die Wirbeltiere zu, braucht aber deshalb keine Geltung für die Insekten zu haben, zumal dieselben, soweit wir unterrichtet sind, überhaupt nur quergestreifte Muskelfasern besitzen. In anthropomorpher Weise schildert er die Tätigkeit des Ventiltrichters. »Die Bienen halten die Lippen desselben geschlossen, wenn sie keinen Honig trinken und keinen Pollen essen wollen, und sie öffnen sie, wenn sie trinken oder essen wollen.« Er glaubt daher dies Organ »mit gutem Recht einen Magenmund nennen zu können. Der Ernährungskanal im eigentlichen Sinne beginnt demnach bei der Biene nicht mit ihrem äußeren Munde, sondern mit diesem inneren. Der äußere Mund ist nur die Hand, mit welcher die Biene die Nahrungsstoffe ergreift, der Honigmagen ist die Vorratskammer, in der sie sie niederlegt, und der innere Mund ist das eigentliche Freßwerkzeug.« Kontrahiert sie die Längsmuskeln ihres Magenmundes, »so schießt in die entstandene Höhlung sofort ein Tröpfchen Honig«.

Eine geradezu phantastische Schilderung entwirft Schönfeld von der Aufnahme des Pollens (Seite 456, Abs. I, Zeile 1—16).

»Etwas schwieriger, aber im höchsten Grade interessant, vollzieht sich das Verzehren des Pollens. Begreiflicherweise wird der Magenmund nur diejenigen Pollenkörner ergreifen können, die unmittelbar vor seiner Öffnung liegen. Das setzt notwendig voraus, daß der Pollen im Honigmagen schwimmt. Die Lippen brauchen sich aber nicht von ungefähr und aufs ungewisse hin zu öffnen, um nach Pollen zu schnappen. Der Mund hat einen Bart. Sobald Pollenkörner diese Tastborsten berühren und dadurch ihre Nähe vor der Öffnung kund tun, greifen die Lippen zu. Ein Entweichen der Pollenkörner aus der Magenmundhöhle bei erneuertem Öffnen der Lippen verhindern dann die auf der Leiste der Intima stehenden, nach hinten gerichteten Haare. So lange nun viel Pollenkörner im Honigmagen schwimmen, wird durch die peristaltische Bewegung desselben immer neuer Vorrat vor die Lippen geschoben, und das Essen bietet keine Schwierigkeiten dar. Hat die Biene jedoch nur wenig Pollen mit ihrem äußeren Munde aufgenommen, aber auch das Wenige soll gleichwohl verzehrt werden, dann müssen die Pollenkörner von dem Magenmunde aufgesucht werden, indem er

‚wie ein Fisch‘ in der Honigblase hin und her gleitet und die begegnenden Pollenkörner ergreift.«

Ich habe diese Ansichten nach Möglichkeit durch das Experiment geprüft und bin zu dem Resultat gelangt, daß der Ventiltrichter vorzüglich geeignet ist, die Nahrungszufuhr zum Mitteldarm zu regeln, sei es, um den Eintritt des zur Honigbereitung bestimmten Nektars aus der Honigblase in den Mitteldarm durch festes Schließen der Klappen zu verhüten, sei es, um dem Körper in kleinen Portionen Nahrung zuzuführen. Über die Art der Nahrungszufuhr hege ich jedoch eine andre Meinung als Schönfeld. Trotz wiederholter Beobachtung an frisch getöteten Tieren habe ich mich nicht davon überzeugen können, daß der Pollen von den Lippen gepackt wird. Pollenkörner, die man vor die Trichtermündung bringt, wandern auch dann in denselben, wenn die klaffenden Lippen sich gar nicht bewegen. Sie gleiten, wie von einem Strom geführt, in die Kelchhöhle und passieren in rascher Folge den Ventilschlauch. Diese Beobachtung findet in der eigenartigen Anordnung der Muskulatur und ihrer Wirkungsweise ihre Erklärung. Wie ich im ersten Abschnitt ausführlich geschildert habe, ist der Trichter ein kleines Pumpwerk, das sich unter der Einwirkung der Längs- und Ringmuskeln erweitert und verengert. Kontrahieren sich bei geöffneten Klappen die Längsmuskeln, so strömt das in der Honigblase befindliche Futter in den Trichter ein. Verengert sich das Lumen unter dem Druck der Ringmuskeln, so wird die Nahrung bei geschlossenen Lippen in den Mitteldarm gepreßt. Selbstverständlich kann, wie auch Schönfeld betont, nur in Flüssigkeit aufgeschwemmter Pollen aufgenommen werden, denn auf trockene Massen würden die Pumpbewegungen des Trichters keinen Einfluß haben. Dabei haben, wie Schiemenz meint, die Rechenhaare am Rande der Klappen für den hermetischen Verschluß keine Bedeutung. Sie wirken vielmehr, wie Schönfeld richtig bemerkt, wie ein Gitter, das wohl den Nektar in die Honigblase zurücktreten läßt, aber die Pollenkörner im Kelche zurückhält. Dieser Umstand könnte sogar zu der Annahme verleiten, daß der Trichter imstande wäre, den Nektar von suspendierten Pollenkörnern zu befreien, gewissermaßen zu filtrieren, bevor er in die Zellen entleert wird.

Irgendwelche Evolutionen führt der Ventiltrichter in der Honigblase nicht aus. Abgesehen von dem Spiel der Klappen nimmt man am lebenden Objekt keine Lageveränderungen wahr. Das ist schon deshalb unmöglich, weil er durch seine mächtigen Muskelzüge, die sich kontinuierlich über Vorder- und Mitteldarm hinziehen, an

letzteren gekettet ist. Selbstverständlich liegt er, je nach dem Füllungszustande der Honigblase der Einmündungsstelle der Speiseröhre näher oder ferner, aber irgendwelche Bedeutung für die Nahrungsaufnahme kommt diesen passiven Verlagerungen nicht zu, denn bei seiner queren Lage ist seine Mündung stets von der Speiseröhre abgewendet. Er kann daher auch nicht, wie wohl manchmal behauptet wird, in die Speiseröhre hineinkriechen, um die Nahrung direkt aus ihr zu empfangen.

Mechanische Veränderungen erleiden die Pollenkörner im Ventiltrichter nicht. Sie gleiten vielmehr unbeschädigt in den Mitteldarm, so daß der Ventiltrichter entgegen der Ansicht von Bordas und Ramdohr nicht als Kauapparat angesprochen werden kann.

Auch über die Funktion des in den Mitteldarm hineinhängenden Ventilschlauches herrscht keine Einigkeit. Die meisten Autoren sind der Ansicht, daß diese Einrichtung, die nicht bloß der erwachsenen Biene, sondern in schwächerer Ausbildung auch der Larve zukommt und überhaupt eine generelle Eigentümlichkeit der Hymenopteren ist, den Rücktritt des Speisebreies aus dem Mitteldarm in die Honigblase verhindert. Schiemenz z. B. erblickte darin seine einzige Aufgabe, »denn bei der leisesten Kontraktion der Muskeln des Magendarmes und beim Andringen des Speisebreies collabiert nicht nur der äußerst zarte und nur aus der Intima bestehende untere Teil des Zapfens und schließt die schon an und für sich enge Öffnung, sondern auch der ganze Zapfen wird zur Seite gedrückt und zusammengepreßt.«

Ähnlich äußert sich Bordas. Schönfeld aber vertritt die gegenteilige Ansicht. In einem längeren Aufsatz aus dem Jahre 1880, und nachdrücklicher noch in seiner 1897 erschienenen Broschüre über die Ernährung der Honigbiene (12), sucht er den Nachweis zu führen, daß der sog. von Schiemenz u. a. als Drüsensecret angesprochene Futtersaft, den die Bienen ihren Larven verabreichen, aus dem Mitteldarm stammt, obgleich nach seinem eignen Geständnis noch niemand jemals Futtersaft in der Honigblase gefunden hat. »Zieht die Biene«, schreibt er (Bienenzeitung 1880, S. 123), »kräftig und schnell ihren Chylusmagen zusammen, so muß ein Teil seines Inhalts notwendigerweise in den Honigmagen getrieben werden, der nun seinerseits sofort die an der Trennungsstelle zwischen ihm und dem Chylusmagen aufhörende Zusammenziehung des letzteren aufnimmt und fortsetzt. Die Zusammenziehung des ersten Muskelringes am Pylorus schließt die Klappe, und jede weitere ruckweise erfolgende Kontraktion des Honigmagens treibt den Chylus durch Speiseröhre und Mund in die Zelle.

Daß dieser Vorgang, weil er stoßweise erfolgt, sich blitzschnell vollzieht, und daß er der Biene, die eine weltkundige und berühmte Virtuosin im Erbrechen ist, ebensowenig Beschwerden macht, als uns das Hinunterschlingen einer saftigen Auster, wird uns gewiß ebenso begreiflich erscheinen, als der Umstand, daß man noch nie im Honigmagen Chylus gefunden hat: er hat, von der energischen Muskelkraft getrieben, so wenig Zeit sich darin aufzuhalten, als ein Bissen in unserer Speiseröhre.« Ganz genau beschreibt er diesen Vorgang in seiner oben erwähnten Broschüre (S. 47):

»Sobald die Biene den Honigmagen nur um einen viertel oder halben Millimeter erhebt, wird die äußerst zarte Intima, welche das untere Ende der Einstülpung bildet, bei ihrer winzigen Länge selbstverständlich nicht zur Seite gedrückt, sondern, dem Zuge des Honigmagens nach vorn folgend und die Zellschicht aufrollend, unfehlbar nach oben in die Öffnung durch Ausstülpung gezogen. Wird dann gleichzeitig, wie das beim Erbrechen der Fall sein muß, der obere nach links sich krümmende Teil des Chylusmagens infolge der Muskelkontraktion in eine gerade Richtung gestreckt und der Mageninhalt nach vorn auf die Einstülpung gepreßt, so muß diese natürlich, dem vorstoßenden Mageninhalt weichend, vollends sich ausstülpen und dem Inhalt freie Bahn machen. Ich habe mich durch oft wiederholte Versuche überzeugt, daß auf diese Weise eine Ausstülpung erfolgt. Legt man den Honig- und Chylusmagen mit unverletztem Verbindungsdarm so unter das Deckglas des Mikroskops, daß der Honigmagen auf der einen Seite etwas über den Rand des Deckgläschens hinausragt, um von einer Pinzette ergriffen werden zu können und treibt dann durch gelinden und schnellen Druck auf die entgegengesetzte Seite des Deckgläschens den Inhalt des Chylusmagens nach vorn, während man gleichzeitig den Honigmagen mit der Pinzette nur einen halben Millimeter vorzieht, so kann man den Speisebrei wie durch ein Spritzenrohr aus dem Magenmunde herausschießen sehen. Nachdem ich einige Übung gewonnen hatte, mißlang mir das Experiment nur selten.«

Aber damit ist nach Schönfeld der Zweck des Ventilschlauches noch lange nicht erschöpft. Obgleich ihm nicht der Schein eines Beweises zu Gebote steht, schildert er in einem 1886 erschienenen Aufsatz über die physiologische Bedeutung des Magenmundes (12) den Ventilschlauch als eine Einrichtung, welche dem Klappentrichter auch jene oben erwähnten wundersamen Evolutionen in der Honigblase gestattet, um die Pollenkörner aufzufischen:

»Wenn die Biene,« sagt er (S. 456, Abs. 1), »die Ringmuskeln

an dem unteren Teile des Magens kontrahiert, so werden Honigmagen und Magenmund, indem sich die Einstülpung ausstülpt, nach vorn oder oben gezogen. Dadurch wird die innere Höhlung des Honigmagens verkleinert und der Pollen somit in einen engeren Raum zusammengedrängt, und da die Kontraktionen der Muskeln immer ruckweise erfolgen, wird es dem Magenmunde, weil sein Hals sich verlängern kann, möglich, wie ein Fisch hin und her zu gleiten und die begegnenden Pollenkörner zu ergreifen.«

Noch größere Dienste leistet nach Schönfeld die Einstülpung der Biene beim Erbrechen des Honigs (S. 456, Abs. 2):

»Durch die energischen Muskelkontraktionen, welche das Erbrechen bewirken und welche naturgemäß von hinten nach vorn erfolgen, wird der Honigmagen blitzschnell und ruckweise nach vorn geschnellt. Wäre nun das Halsstück fest mit dem Chylusmagen verbunden, so liefen die zarten Häute jedesmal Gefahr einzureißen. Indem sie sich jedoch ausstülpen, wird jeder Gefahr begegnet. Daß die Einstülpung in der Tat geschaffen ist, um gegebenenfalles wieder ausgestülpt werden zu können, zeigt auch eine zweite Längsmuskellage, welche den Magenmund mit dem Chylusmagen verbindet, wie das Netz einen Luftballon mit seiner Gondel.«

Schönfeld wurde zu diesen ganz absurden Vorstellungen wohl durch seine schlechten Präparate und Zeichnungen verleitet, nach denen der Ventilschlauch als eine Epithelduplicatur in der Verlängerung der Speiseröhre in den Mitteldarm hineinhängt. Er übersieht jedoch völlig, daß er ontogenetisch wohl als eine Epithelduplicatur entsteht, aber seine beiden Wandschichten bei der erwachsenen Biene nicht getrennt bleiben, sondern miteinander und mit der Mündung des Mitteldarmes durch Muskelgewebe verbunden sind, welche eine Ausstülpung der Duplicatur unter allen Umständen verhindern. Außerdem hat das ganze Verbindungsstück eine total andre Lage, als man bisher glaubte. Wie ich mit aller Deutlichkeit gezeigt habe, sind seine beiden Abschnitte rechtwinkelig gegeneinander abgeknickt. Es ist ganz undenkbar, daß sich der Schlauch durch die Biegungsstelle hindurchstülpen kann. Selbst wenn man die Biegung künstlich beseitigt, kann man den Schlauch erst dann aus dem Mitteldarm herausziehen, wenn die Muskelzüge zwischen Trichter und Mitteldarm zerrissen sind. Im Bienenkörper tritt aber die von Schönfeld postulierte Gefahr einer Zerreißung der Honigblase beim Erbrechen des Honigs überhaupt nie ein, weil der spiralige Verlauf des Mittel- und Enddarmes alle Volumveränderungen der Honigblase spielend leicht ausgleicht. Außerdem

liegt die Honigblase, wie ich oben betont habe, der vorderen Wand des Abdomens so fest an, daß sie sich gar nicht nach vorn verschieben kann. Besonders lächerlich wirkt die Auffassung Schönfelds, wenn man sich vorzustellen versucht, daß die Hornis ihren riesig langen Ventilschlauch umstülpen wolle. Bei seiner Länge müßte er zum Munde heraushängen. Auch ist gar nicht einzusehen, welche Aufgabe das Organ bei jenen Hymenopteren haben sollte, welche wie die Holzwespen, Blattwespen und Raubwespen usw. weder Futtersaft bereiten, noch Honig und Pollen einsammeln.

Aber nicht bloß die anatomischen Tatsachen, auch das Experiment spricht mit aller Deutlichkeit gegen die Abstraktion Schönfelds. Wie man es auch anstellen mag, auf keine Weise gelingt es, Speisebrei durch den Mitteldarm in die Honigblase zu drücken. Selbst wenn man den Klappentrichter wegschneidet oder die Biegung des Ventiltrichters künstlich beseitigt, tritt keine Spur von Flüssigkeit aus der Schnittstelle heraus. Ganz besondere Mühe habe ich auf Nachahmung des oben angegebenen Versuches verwandt. Unendlich oft haben Professor Zander und ich nach der von Schönfeld beschriebenen Methode den Mitteldarminhalt durch das Verbindungsstück in die Honigblase zu drücken versucht. Es ist uns aber kein einziges Mal gelungen. Offenbar ist Schönfeld einer durch seine schlechten Hilfsmittel bedingten Täuschung zum Opfer gefallen, für die ich allerdings keine Erklärung weiß. Selbst wenn man den Ventilschlauch mit Gewalt aus dem Mitteldarm herauszerrt, gelingt es nicht, den Speisebrei in die Honigblase zu pressen. Er blieb bei meinen häufigen Versuchen regelmäßig am Beginn des Kelchteiles stehen. Dagegen sah ich wiederholt sehr deutlich, daß sich der Ventilschlauch beim leisesten Druck auf das Deckglas an die Wand des Mitteldarmes legt. Die Spekulationen Schönfelds erweisen sich somit als völlig unhaltbar. Dagegen bestätigt das Experiment die auf dem anatomischen Befund begründete Deutung von Schiemenz, Bordas und andern.

Der Ventiltrichter der Biene und der Hymenopteren muß daher nach wie vor als ein Organ angesehen werden, das die Nahrungszufuhr zum Mitteldarm reguliert und den Rücktritt des Speisebreies aus dem Mitteldarm in die Honigblase verhindert.

Die winkelige Gestalt des Verbindungsstückes hat ferner die Folge, daß der Speisestrom zum Mitteldarm möglichst verlangsamt wird, indem er in vielfachen Windungen in den Mitteldarm gelangt. Das aus der Speiseröhre in die Honigblase fließende Futter muß sich unter einem rechten Winkel nach rechts wenden, um an die Mündung des

Ventiltrichters zu gelangen, aus dem es unter abermaliger Biegung nach hinten durch den Ventilschlauch in den Mitteldarm dringt. Denselben Weg kann es aber nicht zurückgehen, weil bei der Kontraktion des Mitteldarmes der Ventilschlauch zusammenfällt und sich der linken Wand des Mitteldarmes anlegt. Außerdem schließt der hervorhängende Teil der zarten Intima die an sich schon sehr enge Mündung unter dem Druck des andringenden Darminhaltes.

Dieses Resultat steht in vollem Einklang mit der Deutung, die Plateau (5) dem Kaumagen der Insekten überhaupt gegeben hat. Nach ihm repräsentiert dieser Vorderdarmabschnitt keinen Kauapparat, sondern reguliert den langsamen Zufluß der Nahrung aus dem Kropf in den Mitteldarm und verhindert den Rücktritt des Speisebreies aus dem Mitteldarm in den Vorderdarm. Der Ventiltrichter ist also dem Kaumagen der übrigen Insekten nicht bloß homolog, sondern hat auch völlig analoge Funktionen.

Erlangen, im Juni 1910.

Literaturverzeichnis.

1. M. L. Bordas, Appareil glandulaire des Hyménoptères. Ann. sc. nat. Zool. sér. 7. Tom. XIX. 1895.
2. Léon Dufour, Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Neuroptères. Mém. prés. par div. sav. à l'Acad. sc. de l'Inst. France, sc. math. et phys. Tom. VII. 1841.
3. Karawajew, Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXIV. 1898.
4. Planta, Über den Futtersaft der Bienen. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. XII. 1888.
5. F. Plateau, Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les insectes. Mém. de l'acad. roy. de Belgique. Tom. XLI. 1. Part. 1875.
6. Karl August Ramdohr, Abhandlung über die Verdauungswerkzeuge der Insekten. Herausgegeben von der naturforschenden Gesellschaft in Halle. 1811.
7. Réaumur, Physikalisch-ökonomische Geschichte der Bienen. Übersetzt von C. C. O. v. S. 1759.
8. Rengel, Über den Zusammenhang von Mittel- und Enddarm bei Larven von Hymenopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXV. 1903.
9. P. Schiemenz, Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene nebst einem Anhange über das Riechorgan. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII. 1883.
10. Schönfeld, Die physiol. Bedeutung des Magenmundes der Honigbiene. Arch. f. Anat. u. Physol., physiol. Abt. Jahrg. 1886.

11. Schönfeld, Die Ernährung der Honigbiene. Jahrg. 1897.
12. — Über Futtersaft- u. Wachsbereitung. Nördl. Bienenztg. Bd. XXXVI. 1880.
13. Swammerdam, Bibel der Natur. 1738.
14. Treviranus, Über die Saugwerkzeuge usw. bei den Insekten, in Vermischte Schriften anatom. u. physiol. Inhalts. Bd. II. Bremen 1817.
15. K. Wilde, Untersuchungen über den Kaumagen der Orthopteren. Arch. f. Nat. 43. Jahrg. Bd. I. 1877.

Erklärung der Abbildungen.

Bezeichnung der Abkürzungen in den Figuren:

A, After;
B, Bindegewebe;
E, Epithel;
Ed, Enddarm;
Ee, äußeres Epithel;
Ei, inneres Epithel;
F, Falte;
f, Falten des Honigblasenepithels;
Go, oberes Schlundganglion;
Gu, unteres Schlundganglion;
H, Honigblase;
h, Haare;
I, Intima;
Ih, hintere Innenlippe;
Iv, vordere Innenlippe;
Kd, Kopfdarm;
l, Leiste;
Lm, innere Längsmuskeln;
Lm_1, äußere Längsmuskeln;
M, Mund;
Md, Mitteldarm;
N, Nerv;
R, Ringwall;
Rm, Ringmuskeln;
Sp, Speiseröhre;
Tr, Trichter;
V, Verbindungsstück;
Vd, Vorderdarm;
Vsch, Ventilschlauch;
X, seitliche Ausbuchtung des Kelches an der Basis der Klappen.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Anlage des Ventilschlauches (100/1).

Fig. 2. Längsschnitt durch die Anlage des Ventilschlauches, älteres Stadium, bei dem Muskeln (*Rm*) zwischen die Epithelfalten gewuchert sind (100/1).

Fig. 3—5. Drei aufeinander folgende Querschnitte durch die Anlage des Trichters (100/1).

Fig. 3. Durch den Faltenteil in der Gegend der inneren Längsmuskeln (*Lm*).

Fig. 4. Durch den Faltenteil hinter den Längsmuskeln.

Fig. 5. Durch das Verbindungsstück.

Fig. 6 u. 7. Schnitte durch die Speiseröhre (150/1).

Fig. 6. Am Beginn der Nymphenzeit.

Fig. 7. Auf einem älteren Stadium.

Fig. 8 u. 9. Querschnitt durch die Honigblasenwand (150/1).

Fig. 8. Am Beginn der Nymphenzeit.

Fig. 9. Auf einem älteren Stadium.

Fig. 10—18. Aufeinander folgende Entwicklungsstadien des Verbindungsstückes (25/1).

Fig. 10—12. Seitenansicht von außen.

Fig. 13—18. Innenansicht des Verbindungsstückes von der Dorsalseite gesehen.

Fig. 19 u. 20. Topographie des Darmkanals von *Vespa crabro* (3/1), Fig. 19 und *Apis mellifica* (6/1) Fig. 20, von der Dorsalseite gesehen. Aufgenommen mit Leitz Microsummar 80 mm.

Fig. 21. Modell des Verbindungsstückes (18/1).

Fig. 22 u. 23. Ventriltrichter.

Fig. 22. Trichterabschnitt in Kontraktion (33/1).

Fig. 23. Trichterabschnitt in Expansion (33/1).

Fig. 24. Verbindungsstück der Biene (10/1).

Fig. 25. Verbindungsstück von *Vespa crabro* (10/1).

Fig. 26. Trichter in Kontraktionsstellung von der Honigblase aus gesehen (43/1).

Fig. 27. Dasselbe Organ in der gleichen Ansicht bei Expansion (43/1).

Tafel XXV.

Fig. 28—34. Längsschnitte durch aufeinander folgende Larven und Nymphenstadien einer Arbeitsbiene, um die Verlagerung und Modellierung des Verbindungsstückes zu illustrieren (7/1).

Fig. 35 u. 36. Transversale Längsschnitte durch das Verbindungsstück (33/1).

Fig. 35. Bei Expansion des Trichters.

Fig. 36. Bei Kontraktion des Trichters.

Fig. 37. Querschnitt durch den Ventilschlauch (80/1).

Fig. 38 u. 39. Querschnitt durch den Kelch an der Klappenbasis (33/1).

Fig. 38. Bei Expansion.

Fig. 39. Bei Kontraktion.

Fig. 40 u. 41. Querschnitt durch den engeren Grund des Trichters (33/1).

Fig. 40. Bei Expansion.

Fig. 41. Bei Kontraktion.

3 0112 072839258

Lebenslauf.

Ich, Christian Metzer, wurde am 20. Sept. 1881 zu Erlangen geboren als Sohn des Buchhändlers Hans Metzer und seiner Gemahlin Cornelia geb. Hohmann. Ich besuchte Volksschule und Gymnasium in Erlangen und widmete mich nach erhaltener Reife für die 7. Klasse der Pharmazie. Die Lehrzeit verbrachte ich in Erlangen und konditionierte nach bestandener Vorprüfung in Bonn a. Rh., Nürnberg und Hersbruck. Im Herbst 1904 bezog ich die Universität Erlangen, wo ich nach einem viersemestrigen Studium am Anfange des Wintersemesters 1906/07 die pharmazeutische Approbationsprüfung mit der Note I bestand. Hierauf war ich vom 1. Januar 1907 bis 1. Oktober 1907 als Assistent am hygienisch-bakteriologischen Institut der Universität Erlangen tätig. Vom 1. Oktober 1907 bis 1. Oktober 1908 konditionierte ich wieder in Nürnberg und erhielt dann die Approbation als Apotheker. Nun widmete ich mich der Zoologie und fertigte unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. Enoch Zander im Zoologischen Institut Erlangen die vorliegende Arbeit.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.